Echoortungsverhalten des Flughundes *Rousettus aegyptiacus* (Megachiroptera)

Von H. Herbert

Zoophysiologisches Institut der Universität Tübingen

Eingang des Ms. 9. 2. 1985

Abstract

Echolocation behaviour in the Megachiropteran Bat, Rousettus aegyptiacus

Investigated were echolocation sounds and echolocation behaviour in the Megachiropteran bat *Rousettus aegyptiacus*.The echolocating bat *Rousettus* uses its echolocation system only in darkness. The bats' echolocation sounds always occur in groups of two clicks (double groups, Fig. 1).

Click duration is about 0.6 ms to 1.0 ms, its frequency range extends from 12–70 kHz with a maximum in intensity at about 20–40 kHz (Fig. 3). The interclick-intervall in the double groups lies between 15 ms and 20 ms (Fig. 2).

Depending on the orienting situation *Rousettus* alters its double group emission rate. In free flight the emission rate is between 7 Hz and 9 Hz, during approach flight it is increased up to 11–16 Hz (Fig. 4).

Recordings with a highspeed movie camera show that there is a correlation between wing beat and sound emission. Depending on the orienting situation *Rousettus* produces one or two pairs of echolocation clicks per wing beat. In free flight one pair of clicks is produced in the middle of the downstroke. In approach flight two pairs per wingbeat occur. The first group is emitted during downstroke, the second during upstroke (Figs. 5–7).

Einleitung

Flughunde der Gattung *Rousettus* sind die einzigen Megachiropteren, die sich mittels Echoortung orientieren können (Moehres 1953; Moehres und Kulzer 1956; Kulzer 1956, 1958; Novick 1958; Griffin et al. 1958). Eine erste systematische Untersuchung zur Echoortung der Megachiropteren wurde von Novick (1958) durchgeführt. Er untersuchte 12 Arten aus 8 Gattungen und fand, wie schon vorher Moehres (1953) bei *R. aegyptiacus*, daß sich *R. seminudus* und *R. amplexicaudatus* ebenfalls akustisch orientieren. Als weitere echoortende Species wird *R. leschenaultii* beschrieben (Habersetzer, pers. Mitteilung). Auch den Flughunden *Stenonycteris lanosus* (Kingdon 1974) und *Epomophorus wahlbergi* (Wickler und Seibt 1974; Wickler 1976) wird die Fähigkeit zur Echoortung zugesprochen, eindeutige Belege hierfür fehlen jedoch.

Zur Erzeugung der Ortungslaute verwendet *Rousettus* einen anderen Mechanismus als die große Gruppe der echoortenden Mikrochiropteren. Kulzer (1960) konnte an *R. aegyptiacus* zeigen, daß die Laute nicht vokal erzeugt werden, sondern durch ein Absprengen der Zunge von der Mundbodenwanne entstehen. Nach Durchtrennung des N. hypoglossus blieben die Laute aus. Diese Ortungssignale werden einheitlich als kurze, breitbandige Klicklaute beschrieben. Jeweils zwei Laute sind zu einer Doppelgruppe zusammengefaßt (Moehres und Kulzer 1956; Novick 1958; Kulzer 1960; Pye 1967; Sales und Pye 1974; Roberts 1975; Summers 1983). Weitere Angaben werden über physikalische Parameter der Ortungslaute (Zeitverlauf, Lautdauer, Frequenzverteilung) und Richtcharakteristik des Ortungssystems (Summers 1983) gemacht.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5003-0141 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 141–152

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Beobachtungen zum Echoortungsverhalten von *Rousettus* wurden von MOEHRES und KULZER (1956), NOVICK (1958) und KULZER (1960) beschrieben. SUMMERS (1983) fand, daß bei Annäherung an ein Hindernis die Aussenderate der Doppelgruppen erhöht wird, die Lautstruktur jedoch gleich bleibt. GRIFFIN et al. (1958) und SUMMERS (1983) untersuchten in Hindernisversuchen die Leistungsfähigkeit des Echoortungssystems von *Rousettus.* Sie konnten zeigen, daß die Tiere noch Drähte von 0,46 mm bzw. 0,31 mm Durchmesser wahrnehmen können. Ausschalten eines Klicks einer Doppelgruppe durch unilaterale Neurotomie des N. hypoglossus verschlechterte die Hindernisleistung drastisch. Maskierung der Ortungslaute mit Bandpaßrauschen (12–32 kHz) führte ebenfalls zu einer Verringerung der Ortungsleistung. SUMMERS (1983) schloß daraus auf den für die Echoortung wichtigen Frequenzbereich im Ortungslautspektrum.

Mit der vorliegenden Untersuchung sollen weitergehende quantitative Ergebnisse über Ortungslaute und Ortungsverhalten von *R. aegyptiacus* vorgestellt werden. Insbesondere soll gezeigt werden, wie die Aussenderate der Ortungslaute unterschiedlichen Orientierungssituationen angepaßt wird und inwieweit die Lautaussendung mit dem Flügelschlag korreliert ist.

Material und Methode

Versuchstiere

Die Untersuchungen wurden an Megachiropteren der Art *Rousettus aegyptiacus* durchgeführt (N = 10). Die Tiere stammen aus Kairo, Ägypten.

Lautaufnahmen

Ortungslautaufnahmen, die zur Frequenzanalyse verwendet wurden, erfolgten in einem mit schalldämmendem Material ausgekleideten Flugraum (4 m × 2,6 m × 2,1 m). Die Laute wurden mit einem ¼-Zoll-Kondensatormikrophon (Brüel und Kjaer, Type 4135) mit Vorverstärker (B und K 2619) aufgenommen, mit einem Meßverstärker (B und K 2606) verstärkt und anschließend auf einem Tonband (Philips-ANA-LOG 7) mit 75 cm/s auf zwei Direktkanälen mit unterschiedlicher Eingangsempfindlichkeit aufgezeichnet (Frequenzgang des Tonbandes bei 75 cm/s: 250 Hz – 100 kHz, +4 bis −3 dB). Ausschließlich das Mikrophon befand sich im Flugraum.

In einem zweiten Versuchsansatz wurde die Ortungslautaussendung während langer, hindernisfreier Flüge und bei Annäherung an den Landeplatz aufgenommen. Als Flugraum diente ein 15 m langer Gang. Es wurden zwei Mikrophone so in Längsrichtung des Ganges aufgestellt, daß sie von dem vorbeifliegenden Flughund nacheinander beschallt wurden. Die Signale wurden getrennt verstärkt und parallel auf zwei Tonbandkanälen registriert (Geräte wie oben beschrieben). Damit war die Erfassung der Lautaussendung während einer Flugstrecke von ca. 10 m möglich.

Lautanalyse

Die Analyse der Ortungslaute bezüglich ihres Frequenz-Zeit-Verlaufes erfolgte mit einem Echtzeitspektrumsanalysator (Ubiquitous UA 500, Nicolet). Die Signale wurden vom Tonband 32fach verlangsamt abgespielt und analysiert. Die aufeinanderfolgenden Echtzeitspektren wurden auf einem Oszillographen abgebildet. Über den Z-Eingang des Oszillographen wurde, entsprechend der spektralen Verteilung der Schallenergie, der Strahl hellgesteuert und mit einer Oszillographenkamera (Recordine, Tönnies) mit 20 mm/s abgefilmt. Der Dynamikbereich dieser Echtzeitspektren von gerade noch sichtbarem Grauton bis voller Schwärzung beträgt 46 dB. Bei der gewählten Einstellung des Analysators ergibt sich eine Frequenzauflösung von 640 Hz.

Leistungsspektren

Zur Bestimmung des relativen Schalldrucks der in den Ortungslauten enthaltenen Frequenzen wurden Leistungsspektren von Einzellauten aufgenommen (Ubiquitous UA 500) und mit einem X-Y-Plotter (Servogor X-Y) ausgeschrieben. Mit dem gewählten Analysebereich ergab sich ein Frequenzbereich von 0–80 kHz und ein Dynamikbereich von 30 dB. Der Spitzenrauschpegel der Aufnahmen lag bei −30 dB (untere Grenze der Darstellung in Abb. 3B).

Schalldruckverlauf

Zur Aufnahme von Oszillogrammen wurden die Ortungslaute 128fach verlangsamt abgespielt, ihre Amplitude auf einem Oszillographen dargestellt und mit der Oszillographenkamera (500 mm/s) vom Oszillographenschirm abgefilmt. Aus den Oszillogrammen wurde die Lautdauer bestimmt.

Synchrone Registrierung von Ton und Bild

Um eine Zuordnung von Flügelschlag und Lautaussendung zu erhalten, wurden Flüge mit einer Hochgeschwindigkeitskamera (ARRIFLEX 16 SR highspeed) mit 150 Bildern/s gefilmt. Beleuchtet wurde mit zwei Stroboskoplampen. Die Kamera erfaßte eine Flugstrecke von ca. 4 m. Die Tonaufnahmen erfolgten mit zwei Mikrophonen, deren Signale getrennt verstärkt und auf zwei Tonbandkanälen registriert wurden. Auf dem einen Kanal wurden die Ortungslaute, auf einem zweiten die Geräusche der Stroboskopblitze aufgenommen. Jeder Stroboskopblitz entspricht einem belichteten Filmbild. Zusätzlich zu den Stroboskopblitzen wurde in unregelmäßigen Abständen ein Zusatzblitz gezündet (Synchronisationsblitz). Dieser erzeugte auf dem Film ein überbelichtetes Bild und auf der Tonspur einen zusätzlichen Peak. Über diesen Synchronisationsblitz wurde eine eindeutige zeitliche Zuordnung von Bild und Ton und somit von Ortungslautaussendung und Flügelschlag möglich. Bei der Auswertung wurde die Laufzeit der Ortungslaute zum Mikrophon berücksichtigt. Aus den Filmbildern wurde über Einzelbildprojektion jeweils der untere (UT) und obere Flügelumkehrpunkt (OT) festgelegt. Danach wurde die Phasenlage der Ortungslaute in der jeweiligen Flügelschlagperiode, beginnend am OT, bestimmt (Methode nach Heblich 1983).

Ergebnisse

Struktur der Ortungslaute

Bei hellem Licht orientiert sich *Rousettus aegyptiacus* wie alle anderen Megachiropteren (Novick 1958) ausschließlich visuell. Erst mit zunehmender Dunkelheit senden die Tiere im Flug Ortungslaute aus. Die Lautaussendung beginnt kurz vor dem Abflug und endet nach der Landung. Hängende Tiere senden nur sehr vereinzelt Ortungslaute aus. In Abb. 1 ist eine kurze Serie von Ortungslauten eines in Dunkelheit fliegenden Tieres dargestellt.

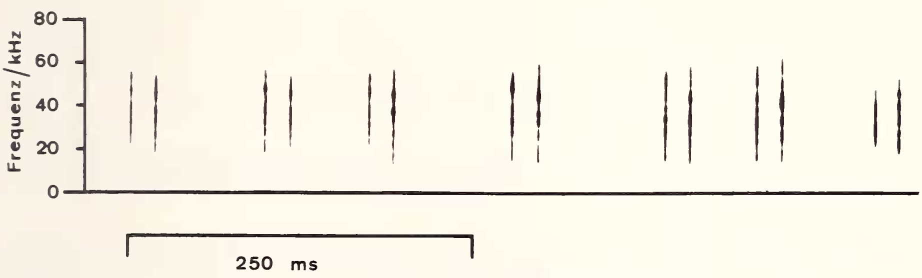


Abb. 1. Serie von Ortungslauten eines in Dunkelheit fliegenden *Rousettus aegyptiacus.* Jeweils zwei eng benachbarte Einzellaute bilden eine Doppelgruppe

Jeweils zwei Klicklaute bilden eine Doppelgruppe. Der Abstand der Laute innerhalb einer Doppelgruppe (Interklickintervall) ist relativ konstant. Ca. 80 % der Doppelgruppen von zwei untersuchten Individuen hatten ein Interklickintervall von 15–20 ms (Abb. 2).

Die Oszillogramme des 1. und 2. Klicks einer Doppelgruppe sind in Abb. 3A dargestellt. Die Umhüllende dieses Signals steigt steil an und fällt im weiteren Verlauf exponentiell ab. Die Lautdauer liegt zwischen 0,6 und 1,0 ms (N = 8).

Das Echtzeitspektrum der Ortungslaute (Abb. 1) zeigt, daß es sich um breitbandige Signale handelt, die sich bis weit in den Ultraschallbereich erstrecken. Der relative Schalldruck der einzelnen Frequenzanteile ist im Powerspektrum (Abb. 3B) dargestellt.

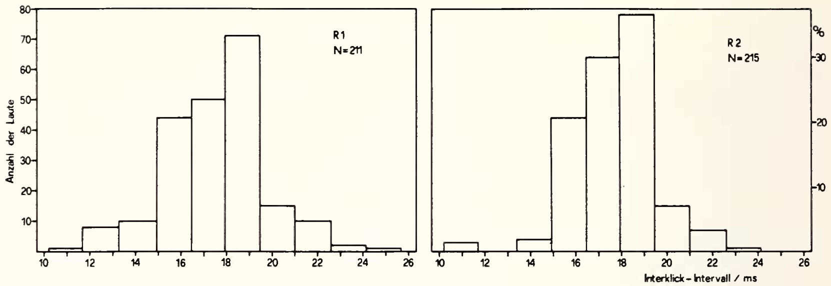


Abb. 2. Interklickintervall-Histogramm der Doppelgruppen zweier *R. aegyptiacus* (R 1, R 2)

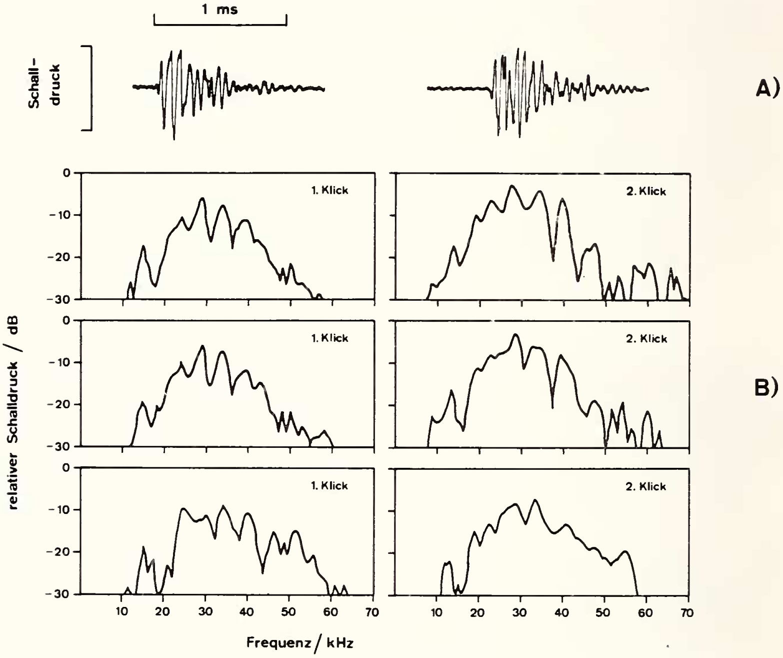


Abb. 3. A: Oszillogramme des 1. und 2. Ortungsklicks einer Doppelgruppe. B: Leistungsspektren der Ortungslaute (repräsentative Spektren von 6 Einzelklicks, d. h. 3 Doppelgruppen)

Die Schallenergie ist nicht gleichmäßig verteilt, es heben sich bestimmte Frequenzbereiche deutlich hervor. Das erste Intensitätsmaximum erscheint bei 12–15 kHz. Es handelt sich hierbei um den als leises Klicken hörbaren Anteil der Laute. Im Bereich von 20–40 kHz liegt die Hauptintensität. Auf der hochfrequenten Flanke fällt die Intensität steil ab. In einzelnen Fällen war noch Schallenergie bis knapp unter 70 kHz vorhanden. Der 20–40-kHz-Ultraschallanteil der Laute liegt 10–15 dB über dem hörbaren Anteil der Laute und dem hochfrequenten Anteil (Frequenzen über 45 kHz). Bei etwa der Hälfte der analysierten Doppelgruppen eines Tieres (N = 16) ist der 1. Klick bis zu 5 dB schwächer als der 2. Klick, in den restlichen Fällen sind sie gleichlaut.

Wiederholrate der Ortungslaute

Die Ortungslautaussendung wurde in zwei definierten Flugsituationen registriert: im hindernisfreien Flug und im Landeanflug mit anschließender Landung. Der Doppelgrup-

penabstand ändert sich in Abhängigkeit von der Orientierungssituation der Tiere. Im freien Flug werden die Doppelgruppen meist in einem Abstand von 110–150 ms ausgesendet. Das entspricht einer Wiederholrate von 7–9 Hz (Abb. 4A). Abstände über 160 ms treten nur sehr vereinzelt auf. Hin und wieder kommt auch im freien Flug eine kurzzeitige Erhöhung der Wiederholrate vor. Bei Landeanflügen kann man eine deutliche Verringerung der Doppelgruppenabstände auf 65–90 ms feststellen (Abb. 4B). Die Aussenderate der Ortungslaute erhöht sich also auf 11–16 Hz. Das entspricht etwa einer Verdoppelung gegenüber der Aussenderate im freien Flug. Außer im Doppelgruppenabstand zeigt sich vor der Landung auch eine Veränderung im Interklickintervall. Die in der Annäherungsphase kurz vor der Landung ausgesendeten Doppelgruppen haben Intervalle, die kleiner sind als das mittlere Interklickintervall aller Doppelgruppen eines Fluges. In Abb. 4C und 5B sind diese Doppelgruppen mit einem Pfeil markiert (Flug 1: mittleres Interklickintervall = 18,05 ms, Mittelwert aus 18 Doppelgruppen des Fluges; Flug 2: mittleres Intervall =

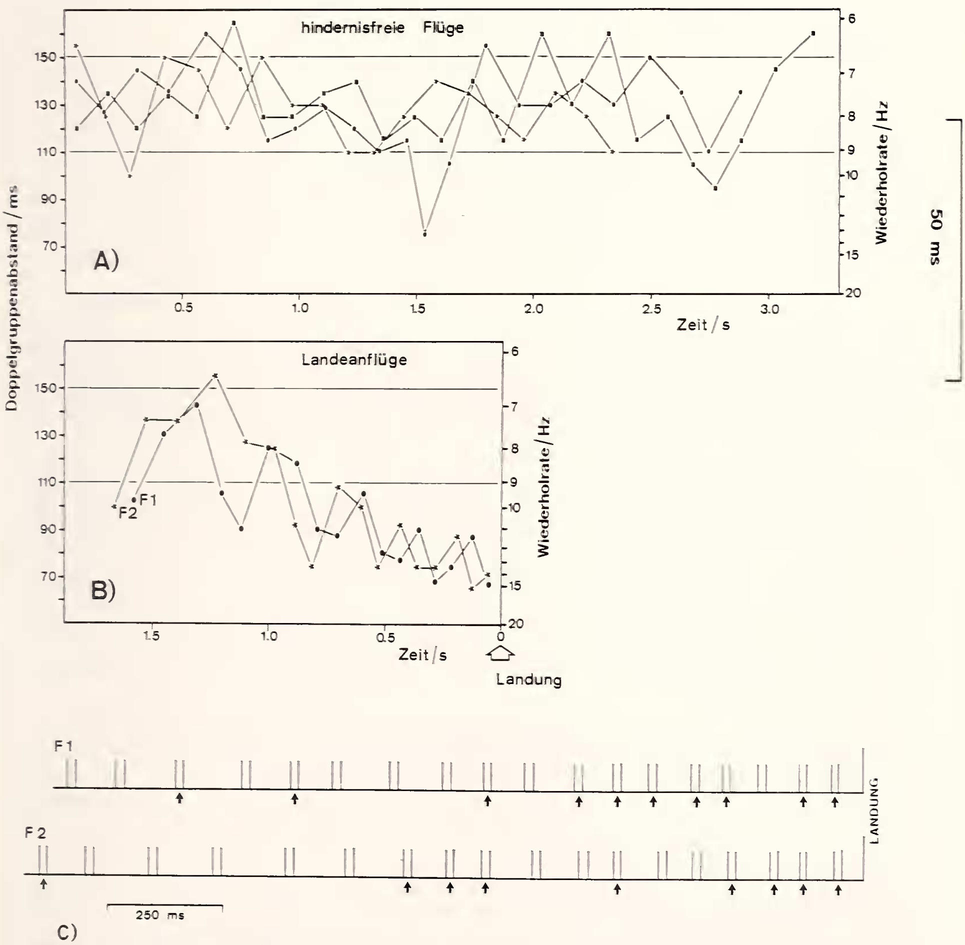


Abb. 4. Wiederholrate der Doppelgruppen. A: Im hindernisfreien Flug (drei Flüge von 3 verschiedenen Tieren). B: Veränderung der Wiederholrate während des Landeanfluges (2 typische Flüge [F 1, F 2] zweier Individuen). C: Doppelgruppenmuster der Flüge F 1 und F 2. Doppelgruppen, deren Interklickintervalle kleiner sind als das mittlere Interklickintervall aller Doppelgruppen eines Fluges, sind mit einem Pfeil markiert

18,08 ms, Mittelwert aus 19 Doppelgruppen des Fluges). Die Doppelgruppen mit Intervallen kürzer als 18 ms treten gehäuft vor der Landung auf, also dann, wenn sich auch der Doppelgruppenabstand verringert (Abb. 4B).

Ortungslautaussendung und Flügelschlag

Flügelschlagfrequenz und Lautaussendefrequenz im freien Flug sind beide mit 7–8 Hz etwa gleich groß. Dies läßt vermuten, daß Lautaussendung und Flügelschlag korreliert sind. Abb. 5A zeigt Ortungslaute und Flügelschlag eines frei fliegenden Tieres. In dieser

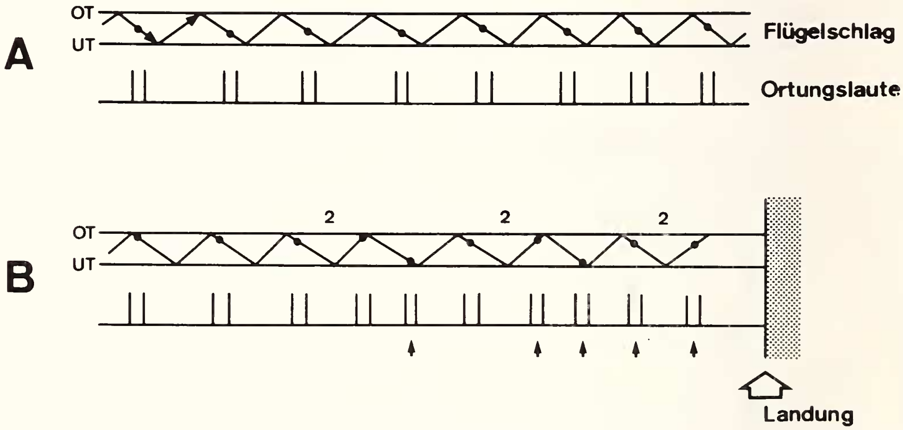


Abb. 5. Zuordnung von Flügelschlagphase und Ortungslautaussendung. Obere Spur: Flügelschlag (OT = oberer, UT = unterer Flügelumkehrpunkt). Untere Spur: Zeitpunkt der Ortungslautaussendung. Die Mitte der Doppelgruppe wurde nach oben in den jeweiligen Flügelanschlag projiziert (Punkt). A: freier Flug. B: Landeanflug mit anschließender Landung. Die Pfeile markieren Doppelgruppen mit kleinen Interklickintervallen. (2): Flügelschlag mit 2 Doppelgruppen

Orientierungssituation erzeugt *Rousettus* pro Flügelschlag eine Doppelgruppe. Sie liegt in der Mitte der Abschlagphase. Von einem Versuchstier (R I) wurden 96 Doppelgruppen, die überwiegend im freien Flug erzeugt wurden, ausgewertet. In Abb. 6 ist jeweils die Phasenlage einer Doppelgruppe in der entsprechenden Flügelschlagperiode aufgetragen. Das Histogramm (Abb. 6) zeigt, daß die Lautaussendung bevorzugt in der Abschlagphase erfolgt. Mehr als 80 % der Laute sind in der Mitte des Abschlags angeordnet. Selten werden 2 Doppelgruppen in einem Abschlag oder Doppelgruppen im Flügelaufschlag (nur ca. 5 %) ausgesendet.

Wie oben gezeigt, erhöht *Rousettus* die Wiederholrate der Ortungslaute beim Anflug an den Landeplatz. Dabei werden maximal zwei Doppelgruppen pro Flügelschlag erzeugt. In Abb. 5B ist ein Landeanflug dargestellt. Im Gegensatz zum freien Flug (Abb. 5A) treten hier auch in der Aufschlagphase Laute auf. Werden zwei Doppelgruppen pro Flügelschlag erzeugt, so liegt die erste im Abschlag und die zweite im Aufschlag. Auffallend ist, daß nach jedem Flügelschlag mit 2 Doppelgruppen immer ein Flügelschlag folgt, in dem nur 1 Doppelgruppe erzeugt wird. Diese liegt dann wieder im Flügelabschlag, allerdings zum unteren Umkehrpunkt (UT) hin verschoben. Von einem zweiten Versuchstier (R II) wurden freie Flüge und Landeanflüge registriert und getrennt dargestellt. Je nach Orientierungssituation ist die Verteilung der Doppelgruppen in bezug auf den Flügelschlag unterschiedlich. Während das Histogramm des freien Fluges eine ähnliche Verteilung zeigt wie die in Abb. 6A, ist das für die Landeanflüge davon deutlich verschieden (Abb. 6B). Es treten sehr viel häufiger 2 Doppelgruppen pro Flügelschlag auf (Abb. 6B oben). Sie werden

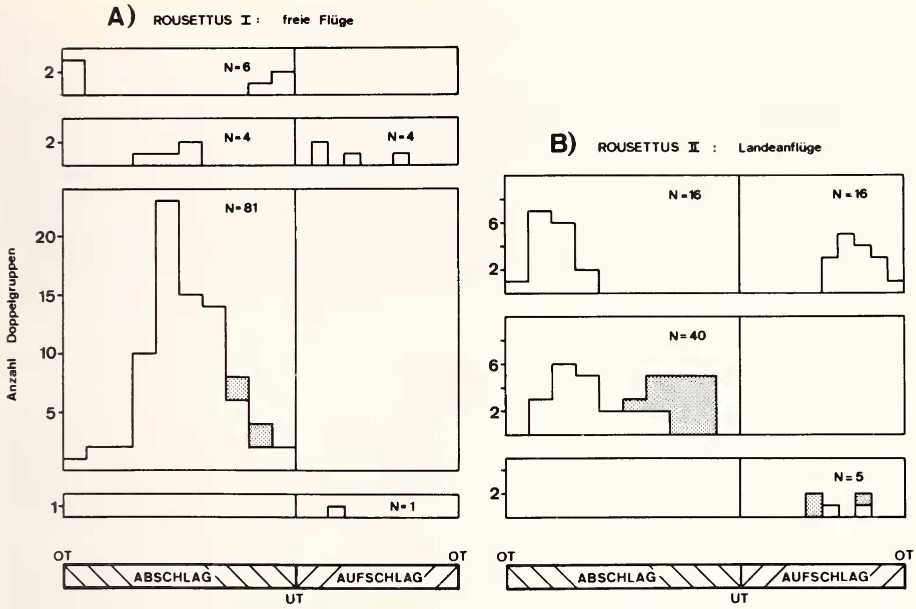


Abb. 6. Verteilung der relativen Lage der Ortungslaute (Mitte der Doppelgruppen) im Flügelschlag. A: Bei einem frei fliegenden Flughund (R I). B: Bei Landeanflügen mit anschließender Landung (R II)

am Beginn des Abschlages und am Ende des Aufschlages erzeugt. Bei nur einer Doppelgruppe pro Flügelschlag (im Abschlag, Abb. 6B Mitte) können zwei Populationen unterschieden werden. Die grau unterlegten Ortungslaute folgen jeweils nach Flügelschlägen mit 2 Doppelgruppen, während die zweite Population in Lautfolgen von 1 Doppelgruppe pro Flügelschlag auftrat. Folgt eine Doppelgruppe auf einen Flügelschlag mit 2 Doppelgruppen, so ist sie zum UT hin verschoben (s. dazu auch Abb. 5B). Zwei weitere Flughunde (R III, R IV) verhielten sich bezüglich Flügelschlag und Lautaussendung in gleichen Orientierungssituationen weitgehend ähnlich. Nennenswerte individuelle Unterschiede und Besonderheiten traten nicht auf.

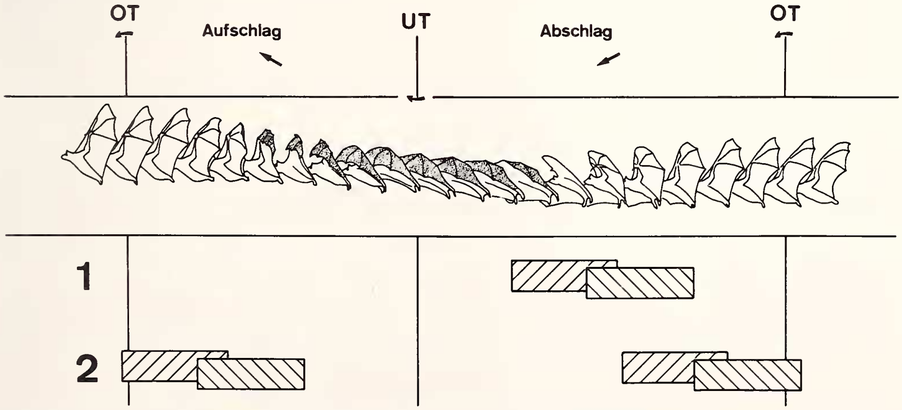


Abb. 7. Eine nach Filmbildern gezeichnete Flügelschlagperiode eines fliegenden *Rousettus aegyptiacus.* Die schraffierten Balken kennzeichnen die Bereiche im Flügelschlag, in denen die Ortungslaute am häufigsten ausgesendet werden. 1: Im freien Flug in der Mitte des Abschlages. 2: Im Landeanflug zum Beginn des Abschlages und am Ende des Aufschlages

Ortungslaute bei Jungtieren

Echoortungslaute wurden auch von einem noch flugunfähigen 5 Tage alten Jungtier registriert. Von der Mutter getrennt und in der Hand gehalten erzeugte es vereinzelte, in der Intensität schwache Klicklaute. Es traten Einzelklicks und Doppelgruppen in unregelmäßiger Abfolge auf. Ein wesentlicher Unterschied zu den Doppelgruppen adulter Tiere bestand im Interklickintervall. Es betrug hier 30–35 ms (N = 4). Bei einem etwa 60 Tage alten Jungtier wurden, neben vielen Einzelklicks, Doppelgruppen mit einem Interklickintervall von ca. 20 ms registriert. Die Frequenzverteilung in den Klicks unterschied sich bei beiden Jungtieren nicht wesentlich von dem der adulten Flughunde.

Diskussion

Im Gegensatz zu den Mikrochiropteren, die ständig Echoortung verwenden, setzt *Rousettus* sein aktives Ortungssystem erst bei Dunkelheit ein. Moehres und Kulzer (1956) und Novick (1958) fanden eine Abhängigkeit der Lautintensität von den Beleuchtungsverhältnissen. Im Hellen fliegen die Tiere ohne Lautaussendung. Erst mit zunehmender Dunkelheit werden die Ortungsklicks lauter und regelmäßiger ausgesendet. Beim Übergang von Dämmerlicht zu Dunkelheit nehmen die Laute um das 2–7fache in ihrer Intensität zu (Moehres und Kulzer 1956). Auf Grund dieses Verhaltens bezeichnet Summers (1983) *Rousettus* als fakultativen Echoorter. Eigene Versuche zeigten, daß abrupte Dunkel/Hell-Wechsel während des Fluges vom Tier mit ebenso abruptem Orten/Nichtorten beantwortet wurden. Das deutet auf eine starke Dominanz des „optischen" gegenüber dem „akustischen Sinn" hin. *Rousettus* besitzt wie alle Megachiropteren große, an das Dämmerungssehen angepaßte Nachtaugen (Neuweiler 1962). Ebenso zeigt das Gehirn von *Rousettus* eine Hypertrophie in Strukturen der Sehbahn (Schneider 1966). Mikrochiropteren hingegen haben stark ausgebildete Kerngebiete in der Hörbahn (Henson 1970).

Die zur Lautanalyse herangezogenen Ortungsklicks wurden während des Fluges in einer schallisolierten Kabine aufgenommen. Das Oszillogram der Laute zeigt den typischen Verlauf eines transienten Signals: ein steiler Anstieg der Amplitude mit einem exponentiellen Abfall (Abb. 3A). Die Laute sind 0,6–1 ms lang. Angaben anderer Autoren über die Lautdauer variieren von 5,6 ms (Kulzer 1960) über 3,5–4 ms (Novick 1958) bis 1–2 ms (Pye 1974) und 0,1 ms bis zum Abfallen auf 50 % der Maximalamplitude (Summers 1983). Die Abweichungen beruhen wohl auf unterschiedlichen Aufnahmebedingungen oder Analysemethoden. So wurde die Lauterzeugung bei Summers (1983) am fixierten Tier durch Reizung des Colliculus inferior ausgelöst. In allen anderen Untersuchungen wurden die Laute von fliegenden Tieren registriert.

Die Angaben verschiedener Autoren über den Frequenzumfang der Ortungslaute decken sich weitgehend mit eigenen Ergebnissen. Einheitlich werden ein Peak im hörbaren Bereich von 10–18 kHz und Ultraschallanteile bis etwa 80 kHz mit einem Maximum um 30 kHz beschrieben (Sales und Pye 1974; Roberts 1975; Summers 1983). Bei einem Vergleich der Frequenzspektren von Ortungslauten zweier Tiere fand Summers (1983) zum einen, daß die Spektren individualspezifisch sind, außerdem unterschieden sich bei einem Versuchstier die Spektren der auf der linken und rechten Mundseite erzeugten Klicks. Der Unterschied manifestiert sich nicht im Frequenzumfang, sondern im Intensitätsunterschied einzelner Frequenzanteile zueinander. Ebenso bestanden Intensitätsunterschiede zwischen dem 1. und 2. Klick einer Doppelgruppe. Die in dieser Untersuchung vorgestellten Leistungsspektren (Abb. 3B) müssen somit als individuelle Spektren eines Versuchstieres betrachtet werden. Die Lage der Intensitätsmaxima (12–15 kHz bzw. 20–40 kHz) deckt sich jedoch weitgehend mit denen von Summers (1983). Roberts (1975) zeigte,

daß die Konzentrierung von Schallenergie auf bestimmte Frequenzen durch die Resonanzeigenschaften des Mundraumes erzeugt werden.

In einer Hindernisdressur untersuchte SUMMERS (1983) die Detektionsleistung des Ortungssystems von *Rousettus.* Sie fand, daß ein Versuchstier noch Drahtstärken von 0,31 mm Durchmesser detektieren konnte. Durch Maskierung der Laute mit Bandpaßrauschen unterschiedlicher Bandbreite stellte sie fest, daß *Rousettus* zur Echoortung die Frequenzen im Bereich von 16–32 kHz benötigt. Das deckt sich sowohl bei SUMMERS (1983) wie auch in den Spektren der vorliegenden Arbeit (Abb. 3B) zu etwa ²/₃ mit dem Intensitätsmaximum der Ortungsklicks. Da SUMMERS jedoch nie Rauschen über 32 kHz verwendete, kann nicht ausgeschlossen werden, daß auch höherfrequente Anteile der Laute einen Beitrag zur Echoortung leisten.

Von den Fledermäusen ist schon lange bekannt, daß sie bei Annäherung an ein Hindernis oder an Beute die Wiederholrate der Ortungslaute und somit den Informationsfluß erhöhen. Nach Überwindung des Hindernisses wird die Wiederholrate wieder abgesenkt und bleibt im weiteren hindernisfreien Flug niedrig (GRIFFIN et al. 1960). Da in Dunkelheit fliegende Flughunde in ähnliche Orientierungssituationen kommen, z. B. der Anflug an den Landeplatz, wäre ein solches Verhalten auch für sie von Vorteil. Die Experimente haben gezeigt, daß *Rousettus* im hindernisfreien Flug Doppelgruppen mit einer Wiederholrate von 7–9 Hz aussendet. Nähert sich das Tier seinem Landeplatz, wird die Aussenderate auf 11–16 Hz erhöht (Abb. 4A, B). SUMMERS (1983) konnte im Hindernisflug ebenfalls eine Erhöhung der Aussenderate feststellen. Kurz vor dem Hindernis wurden Wiederholraten von 13 Hz bzw. 15 Hz registriert (Mittelwerte zweier Tiere). Nach Passieren des Hindernisses wurde die Aussenderate auf 5 Hz bzw. 8 Hz gesenkt. Zusätzlich kann man feststellen, daß auch das Interklickintervall im Landeanflug verringert wird (Abb. 4C). Hierbei handelt es sich jedoch offenbar nur um einen Nebeneffekt, der vielleicht darin begründet ist, daß *Rousettus,* um die Aussenderate zu erhöhen, die Bewegung der Zunge beschleunigen muß. Nur so können zusätzliche Doppelgruppen erzeugt werden. Als Folge davon tritt dann ein kürzeres Interklickintervall auf.

Die Erhöhung des Informationsflusses kurz vor dem Hindernis bzw. kurz vor der Landung scheint für das Tier notwendig zu sein, um das Hindernis vermeiden bzw. sicher landen zu können. SUMMERS (1983) reduzierte durch einseitige Durchtrennung des N. hypoglossus die Klickaussenderate auf die Hälfte. Als Folge davon war das Tier im Hindernisflug drastisch schlechter. Ein 3 mm dicker Draht wurde nur noch so gut lokalisiert wie der 0,31 mm dicke Draht vor der Operation. Es fand keine kompensatorische Erhöhung der Aussenderate statt. Offenbar ist, bedingt durch den Mechanismus der Lautproduktion mit der Zunge, bei ca. 16 Hz die maximale Wiederholrate erreicht.

Das Interklick-Intervall der Doppelgruppen wurde von 2 Tieren ohne Berücksichtigung der Orientierungssituation bestimmt. Die Verteilung der Klickabstände ist bei beiden Tieren sehr ähnlich, ca. 80 % der Doppelgruppen haben ein Interklick-Intervall von 15–20 ms. Diese Werte stimmen überein mit den Angaben von SALES und PYE (1974) und SUMMERS (1983) für *R. aegyptiacus.* Daten von GRINNELL und HAGIWARA (1972) und SALES und PYE (1974) deuten außerdem darauf hin, daß die Interklick-Intervalle artspezifisch sind. Sie fanden übereinstimmend für *R. amplexicaudatus* Abstände von 30 ms.

Mikrochiropteren senden vokal erzeugte Ortungslaute aus, die als Einzellaute oder als Lautgruppen auftreten. Wie SCHNITZLER (1968) für drei Fledermausarten zeigen konnte, ist die Anordnung der Laute in Gruppen durch den Atemrhythmus der Tiere bedingt. Einzellaute bzw. Lautgruppen werden während der Ausatemphase erzeugt, in der Einatemphase entsteht eine längere Pause. Da aber bei Fledermäusen auch der Flügelschlag mit der Atmung korreliert ist (SAALFELD 1939; SUTHERS et al. 1972), lag es nahe, einen Zusammenhang zwischen Lautaussendung und Flügelschlag zu postulieren. SCHNITZLER (1971) und HEBLICH (1983) stellten fest, daß fliegende Rhinolophiden pro Flügelschlag einen Einzellaut oder eine Gruppe von Lauten aussenden.

Die vorliegende Untersuchung hat gezeigt, daß auch bei den echoortenden Megachiropteren Flügelschlag und Ortungslautaussendung korreliert sind. Obwohl die Lauterzeugung nicht vokal erfolgt (KULZER 1960) und somit die Lautaussendung nicht zwingend mit Flügelschlag und Atmung gekoppelt sein muß, findet man bei *Rousettus* eine strenge Korrelation der Ortungslautaussendung mit dem Flügelschlag. Im freien Flug wird eine Doppelgruppe in der Mitte des Flügelabschlages erzeugt. Lediglich im Landeanflug, wenn die Aussenderate erhöht wird, erzeugt *Rousettus* eine zusätzliche Doppelgruppe im Flügelaufschlag. Nach einem Flügelschlag mit zwei Doppelgruppen folgt immer ein Flügelschlag mit einer Doppelgruppe, die wieder im Abschlag liegt. Diese ist dann zum UT hin verschoben (siehe Abb. 5B und Abb. 6B Mitte, grau unterlegter Block). Der Grund dafür ist wohl in der Art der Lauterzeugung zu finden. Da das Tier bestrebt ist, einzelne Doppelgruppen immer im Abschlag zu produzieren, ist dies der frühestmögliche Zeitpunkt im Abschlag, zu dem dies erfolgen kann.

Alle 4 Versuchstiere erzeugten im freien Flug (wenn die Aussenderate bei 7–9 Hz lag) fast nie Doppelgruppen im Flügelaufschlag. Dies trat meist dann auf, wenn das Tier vom 2er-Rhythmus auf den 1er-Rhythmus umschaltete. Die Daten vermitteln ferner den Eindruck, daß im freien Flug die Lautaussendung während des Aufschlages aktiv vermieden wird.

MOEHRES und KULZER (1956) beschreiben, daß fliegende Tiere eine gewisse Synchronisierung der Ortungslaute mit dem Flügelschlag zeigen, je Flügelschlag registrieren sie im Mittel 1,8 Ortungslaute. Die Daten wurden jedoch nicht synchron registriert und ohne Berücksichtigung der Orientierungssituation gemittelt.

Über einen kausalen Zusammenhang von Flügelschlag und Ortungslautaussendung kann keine Aussage gemacht werden. Die Tatsache der strengen Korrelation zwischen Lautaussendung, Flügelschlag und somit Atmung läßt vermuten, daß die Bewegung der Zunge während der Lautaussendung mit dem Inspirations- und Exspirationsstrom der Atemluft synchronisiert sein muß.

Die von verschiedenen Autoren (BELKNAP und SUTHERS 1982; BROWN 1973; GRINNELL und HAGIWARA 1972; SUTHERS und SUMMERS 1980) erstellten Hörschwellenkurven zeigen keine eindeutige Anpassung an die für die Echoortung wichtigen Frequenzen. Lediglich die absolute Verhaltenshörschwelle eines operant konditionierten *Rousettus* zeigt ein zweites Minimum bei 20 kHz (SUTHERS und SUMMERS 1980). Da auch die Kommunikationslaute der Flughunde Schallenergie im Ultraschallbereich bis etwa 50 kHz haben (HERBERT 1980), ist in den Hörschwellenkurven auch keine besonders niedrige Schwelle als Anpassung an Echoortung zu erwarten. Lediglich elektrophysiologische Ableitungen im Colliculus inferior von *R. amplexicaudatus* (GRINNELL und HAGIWARA 1972) gaben Hinweise für eine neuronale Anpassung an die Echoortung. Im Gegensatz zu nichtortenden Flughundarten zeigten die Neurone bei dieser Art ein sehr viel besseres zeitliches Auflösungsvermögen. Reize mit einem 2-ms-Abstand wurden noch getrennt wahrgenommen. Außerdem wurden Reizserien mit 200 Reizen/s noch ohne Verringerung der Antwortamplitude beantwortet.

Danksagung

Ich danke Herrn KLAUS HEBLICH für die Herstellung und Entwicklung der Filmaufnahmen mit der Hochgeschwindigkeitskamera. Herrn Prof. SCHNITZLER danke ich für die Anregung, dieses Thema zu bearbeiten und Herrn Dr. JO OSTWALD für die kritische Hilfestellung bei der Verfassung des Artikels.

Zusammenfassung

Die Echoortungslaute und das Echoortungsverhalten von *Rousettus aegyptiacus* (Megachiroptera) wurden untersucht. Der „fakultative Echoorter" *Rousettus* setzt sein Ortungssystem erst bei Dunkelheit ein. Die Ortungslaute, die mit der Zunge erzeugt werden, treten immer als Doppelgruppen auf.

Der Abstand der zwei Klicks in einer Doppelgruppe beträgt 15–20 ms. Die Lautdauer liegt bei

0,6 ms bis 1,0 ms. Der Frequenzbereich der Laute erstreckt sich von 12–70 kHz mit einem Intensitätsmaximum bei 20–40 kHz.

Rousettus kann die Aussenderate der Doppelgruppen der jeweiligen Orientierungssituation anpassen. Im freien Flug ohne Hindernisse liegt die Aussenderate zwischen 7 Hz und 9 Hz. Im Landeanflug an den Hängeplatz wird die Aussenderate auf 11–16 Hz erhöht.

Synchrone Registrierung von Ton und Bild mit einer Hochgeschwindigkeitskamera zeigen, daß bei *Rousettus* Ortungslautaussendung und Flügelschlag korreliert sind. Entsprechend der Orientierungssituation der Tiere werden eine oder zwei Doppelgruppen pro Flügelschlag ausgesendet. Im freien Flug wird eine Doppelgruppe erzeugt, sie liegt in der Mitte des Flügelabschlages. Im Landeanflug wird die Aussenderate auf zwei Doppelgruppen pro Flügelschlag erhöht, wobei die erste Doppelgruppe im Abschlag und die zweite im Flügelaufschlag liegt.

Literatur

Belknap, D. B.; Suthers, R. A. (1982): Brainstem Auditory Evoked Responses to Tone Bursts in the Echolocating Bat, *Rousettus.* J. Comp. Physiol. **146**, 283–289.

Brown, A. M. (1973): An Investigation of the Cochlear Microphonic Response of Two Species of Echolocating Bats: *Rousettus aegyptiacus*, and *Pipistrellus pipistrellus.* J. Comp. Physiol. **83**, 407–413.

Griffin, D. R.; Novick, A.; Kornfield, M. (1958): The Sensitivity of Echolocation in the Fruit Bat *Rousettus.* Biol. Bull. **115**, 107–113.

Griffin, D. R.; Webster, F. A.; Michael, C. R. (1960): The Echolocation of Flying Insects by Bats. Anim. Behav. **8**, 141–154.

Grinnell, A. D.; Hagiwara, S. (1972): Studies of Auditory Neurophysiology in Nonecholocating Bats, and Adaptations for Echolocation in One Genus, *Rousettus.* Z. vergl. Physiol. **76**, 82–96.

Heblich, K. (1983): Räumliche Rekonstruktion der Flugbahnen von dressierten Hufeisennasen *(Rhinolophus ferrumequinum).* Diplomarbeit, Fakultät für Biologie, Univ. Tübingen.

Henson, O. W. (1970): The Central Nervous System. In: Biology of Bats. Ed. by W. A. Wimsatt. New York, London: Academic Press. Vol. II, 57–152.

Herbert, H. (1981): Ortungs- und Kommunikationslaute beim Nilflughund, *Rousettus aegyptiacus.* Staatsexamensarbeit, Fachbereich Biologie, Univ. Marburg.

Kingdon, J. (1974): East African Mammals: An Atlas of Evolution in Africa. London: Academic Press. Vol. II A, 117–137.

Kulzer, E. (1956): Flughunde erzeugen Orientierungslaute durch Zungenschlag. Naturwissenschaften **43**, 117–118.

— (1958): Untersuchungen über die Biologie von Flughunden der Gattung *Rousettus.* Z. Morph. Ökol. der Tiere **47**, 374–402.

— (1960): Physiologische und morphologische Untersuchungen über die Erzeugung der Orientierungslaute von Flughunden der Gattung *Rousettus.* Z. vergl. Physiol. **43**, 231–268.

Moehres, F.-P. (1953): Ultraschallorientierung auch bei Flughunden (Megachiroptera – Pteropodidae). Naturwissenschaften **40**, 536–537.

Moehres, F.-P.; Kulzer, E. (1956): Über die Orientierung der Flughunde (Chiroptera – Pteropodidae). Z. vergl. Physiol. **38**, 1–29.

Neuweiler, G. (1962): Bau und Leistung des Flughundauges, *Pteropus giganteus.* Z. vergl. Physiol. **46**, 13–56.

Novick, A. (1958): Orientation in Paleotropical Bats, II Megachiroptera. J. Exp. Zool. **137**, 443–462.

Pye, J. D. (1967): Synthesizing the Waveforms of Bats' Pulses. In: Animal Sonar Systems. Ed. by R. G. Busnel. Lab. Physiologie Acoustic, Jouy-en-Josas. Vol. I, 43–64.

Roberts, L. H. (1975): Confirmation of the Echolocation Pulse Production Mechanism of *Rousettus.* J. Mammalogy **56**, 218–220.

Saalfeld, E. (1939): Untersuchungen der Fledermausatmung. Z. vergl. Physiol. **26**, 242–252.

Sales, G.; Pye, D. (1974): Ultrasonic Communication by Animals. London: Chapman and Hall. Pp. 29–35.

Schneider, R. (1966): Das Gehirn von *Rousettus aegyptiacus* (Megachiroptera, Chiroptera, Mammalia). Abh. Senckenberg. Naturf. Ges. **513.** Frankfurt/M.: Waldemar Kramer.

Schnitzler, H.-U. (1968): Die Ultraschall-Ortungslaute der Hufeisenfledermäuse (Chiroptera – Rhinolophidae) in verschiedenen Orientierungssituationen. Z. vergl. Physiol. **57**, 376–408.

Schnitzler, H.-U. (1971): Fledermäuse im Windkanal. Z. vergl. Physiol. **73**, 209–221.

Summers, C. A. (1983): Acoustic Orientation in the Megachiropteran Bat *Rousettus.* Ph. D. Thesis, Dept. Biology, Indiana Univ.

Suthers, R. A.; Thomas, S. P.; Suthers, B. J. (1972): Respiration, Wingbeat, and Ultrasonic Pulse Emission in an Echolocating Bat. J. Comp. Biol. **56**, 37–48.

Suthers, R. A.; Summers, C. A. (1980): Behavioral Audiogram and Masked Thresholds of the Megachiropteran Echolocating Bat, *Rousettus.* J. Comp. Physiol. **136**, 227–233.

Wickler, W.; Seibt, U. (1974): Doppelklick – Orientierungslaute bei einem Epauletten-Flughund. Naturwissenschaften **61**, 367.
Wickler, W. (1976): Field Studies on the African Fruit Bat *Epomophorus wahlbergi* (Sundevall), with Special References to Male Calling. Z. Tierpsychol. 40, 345–376.

Anschrift des Verfassers: Horst Herbert, Institut für Biologie III (Zoophysiologie) der Universität Tübingen, Auf der Morgenstelle 28, D-7400 Tübingen

Beziehungen zwischen Umweltfaktoren und Fortpflanzungsperiodik myomorpher Nager eines afrikanischen Tieflandregenwaldes (Ost-Zaïre)

Von F. Dieterlen

Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart

Eingang des Ms. 27. 11. 1984

Abstract

Relations between environmental factors and breeding periodicity of myomorph rodents of an African lowland forest (Eastern Zaire)

Investigated seasonal breeding activity of 1145 adult females of 13 species of myomorph rodents in a Central African lowland forest. Basic studies concerned climate, vegetation and phenology. In most species the annual breeding course is very similar, but intensity and length are different. A clear relation, but not a direct dependence between rainfall and breeding could be shown. Breeding activity was increasing and on a high level during the first six months of the rainy season, but decreasing in the last third. In the drier phase during three months it was relatively low. Studying seasonal availability of food – fruits and seeds of trees – revealed that, inspite of the viciniy to the equator, there are fairly clear flowering and fruiting rhythms, influencing breeding by peaks of fruit production. These relations could be shown in two almost perfectly paralleling curves. Thus it appears that reproduction is directly dependent on this kind of food. This view is supported by a different breeding pattern of three insectivorous rodent species. So conditions are appropriate for certain population dynamics but generally not for abundant breeding and "outbreaks". Although most species can be considered as k-selected, their mean of annual breeding activity is very high, thus a high level of predation and/or mortality from other causes can be concluded.

Einleitung

Der tropische, speziell der äquatornahe Regenwald hat einmalige Eigenschaften, die einen Vergleich von Umweltfaktoren mit Fortpflanzung und Ernährung in der Tierwelt besonders interessant machen: sein Klima ist von ganzjährig ausreichenden Niederschlägen und ausgeglichenen warmen Temperaturen geprägt – einem Klima möglicherweise ganz ohne Jahreszeiten. Da aber selbst äquatornahe Gebiete nicht völlig frei von ständiger oder schwankender Jahreszeitlichkeit sind, ergeben sich viele Fragen. Z. B.: Inwieweit vermögen sich Zeiten nur schwach verminderter Niederschläge auf die Fortpflanzung auszuwirken? Welchen Einfluß kann eine Vegetation ausüben, die größtenteils aus Bäumen besteht und als Ganzes jahreszeitlich nicht umgestaltet wird, die immer denselben Schutz, dieselbe Dichte, die gleichen Lichtverhältnisse bietet? Anders als in laubabwerfenden Wäldern, Savannen und trockeneren Gebieten wird sie ja nicht durch Verdorren, Brände, Abernten, Weidetiere usw. dezimiert.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5003-0152 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 152–166

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7